

· 特邀综述 ·

植物生物钟及其调控生长发育的研究进展

魏华^{1,2}, 王岩^{1,2}, 刘宝辉³, 王雷^{1,2*}

¹中国科学院植物研究所植物分子生理学重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院大学, 北京 100049

³广州大学生命科学学院, 广州 510006

摘要 作为植物细胞内部的授时机制, 生物钟系统主要包括信号输入、核心振荡器和信号输出3个主要部分。该系统通过感受外界光照和温度等环境因子的昼夜周期性变化动态, 协调植物生长发育、代谢与生理反应, 赋予植物对生存环境的适应性。植物生物钟系统的核心振荡器通过多层级调控复杂的下游信号转导网络来参与调节植物生长发育及对生物与非生物胁迫的适应性。该文概述了近年来生物钟核心振荡器及其调控植物生长发育过程诸方面的研究进展, 并初步提出了植物时间生物学研究领域一些亟待解决的科学问题, 以期生物钟领域的研究成果在作物分子育种方面的利用提供理论借鉴。

关键词 生物钟, 环境适应性, 生长发育, 昼夜节律, 胁迫应答

魏华, 王岩, 刘宝辉, 王雷 (2018). 植物生物钟及其调控生长发育的研究进展. *植物学报* 53, 456–467.

由于地球自转而产生的光-暗循环以及由该循环产生的温度昼夜周期性的变化, 是植物在生长发育过程中必须应对的昼夜节律性动态变化。在长期进化过程中产生的生物钟系统赋予了植物对光温等环境因子昼夜周期性变化的适应性。生物钟系统使植物可以追踪环境因子的昼夜周期性变化并感知和预测这种变化的动态及季节的变换, 以协调体内代谢稳态、细胞运动以及生长发育与防御反应的动态平衡, 使植物能在合适的时间完成其关键生长发育过程(Greenham and McClung, 2015)。人们最初认为生物钟系统是一个线性过程, 即包括外界信号输入、内源的“计时员”(追踪时间的分子机制)和输出途径, 如叶片运动和基因节律性表达等(Harmer, 2009)。最新研究表明, 受生物钟调控的某些生物学过程也会反馈调节生物钟的核心振荡器, 进而形成一个复杂的互作调控网络, 使植物更好地适应生存环境(Nohales and Kay, 2016)。生物钟系统协调植物外部光温信号与内源的代谢和发育状态, 以调控生长发育与胁迫应答之间的平衡, 并决定昼夜周期性信号的输出, 从而使生物体避免资源和能量的损失以达到最优化生长。

1 拟南芥生物钟核心振荡器的分子机制

拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)作为模式植物被广泛用

于植物分子生物学和遗传学研究, 因此其生物钟分子机制也研究得较为透彻。1995年, Millar等(1995)首次采用荧光素酶作为报告基因鉴定到第1个生物钟突变体*toc1 (timing of cab expression 1)*。随后, Wang和Tobin (1998)利用反向遗传学方法鉴定到第1个生物钟核心振荡器的关键成员*CCA1 (CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1)*, 该基因编码1个MYB类转录因子。超表达*CCA1*会使生物钟报告基因丧失昼夜节律性表达模式, 而且极度晚花, 同时也抑制内源*CCA1*和*LHY (LATE ELONGATED HYPOCOTYL)*的表达, 且该基因自身的转录水平还受到红光的瞬时诱导。基于基因表达水平和启动子活性分析, Alabadi等(2001)提出了拟南芥生物钟第1个分子反馈环路, 即*CCA1/LHY*抑制*TOC1*的表达, 而*TOC1*则促进*CCA1/LHY*的表达, 由此形成了生物钟核心振荡器的转录-翻译反馈环。随着技术手段的进步和计算生物学的发展, 目前认为生物钟核心振荡器由3个紧密关联的转录-翻译反馈环组成(图1)。其中, 中心反馈环由*LHY*和*CCA1*以及*TOC1*组成。*CCA1*和*LHY*在早晨表达, 二者存在部分功能冗余, 它们转录并翻译成熟后会相互作用进而抑制*TOC1*的表达。在晚上, *CCA1*和*LHY*的表达水平降低, *TOC1*的表达则达到峰值, 反过来抑制*CCA1*和*LHY*的表达, 进而使它们处于此

收稿日期: 2017-11-28; 接受日期: 2018-02-09

基金项目: 国家自然科学基金(No.31570292)和中国科学院前沿科学重点研究(No.QYZDB-SSW-SMC011)

* 通讯作者。E-mail: wanglei@ibcas.ac.cn

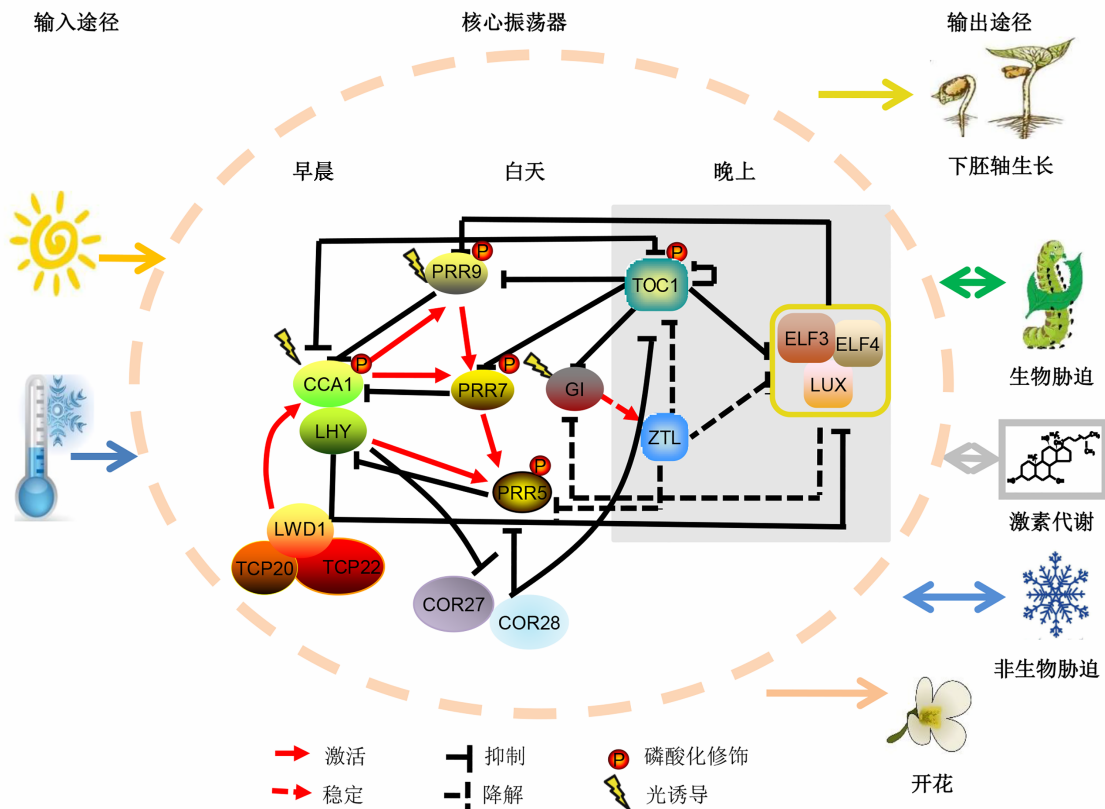


图1 生物钟调控拟南芥生长发育模型

拟南芥生物钟系统主要包括输入途径、核心振荡器和输出途径三大部分。其中核心振荡器由多个相互连锁的转录翻译反馈环组成,是生物钟系统的重要组成部分,包括早循环、中心循环和晚循环,它能够整合外界环境信号协调多种生理进程(虚线椭圆内部分)。核心振荡器接收传入的环境时间信号,在细胞中产生内源性的昼夜节律,并将时间信息传达到输出途径,从而控制众多生命活动,下胚轴伸长、病原体防御、生物和非生物胁迫响应、激素代谢和光周期调控的开花等。

Figure 1 A proposed model of circadian clock regulated growth and development in Arabidopsis

In higher plants, circadian clock is composed of three major parts, including input pathways, core oscillator and output pathways. The core oscillator is formed by interlocked feedback loops, such as morning loop, central loop and evening loop, indicated by the dotted oval in the figure. Circadian core oscillator regulates multiple outputs, such as hypocotyl elongation, pathogen defense, biotic and abiotic stress adaptation, plant hormone signaling pathways and flowering time.

起起伏伏的状态(Gendron et al., 2012; Huang et al., 2012)。CCA1/LHY也和PRR (*PSEUDO RESPONSE REGULATOR*)基因家族的PRR9/PRR7组成早反馈环。PRRs成员中PRR9、PRR7及PRR5从早到晚每隔2-3小时依次出现表达峰值,它们会通过与TOPL-ESS基因家族的成员互作招募组蛋白去乙酰化酶HDA6/19 (*HISTONE DEACETYLASE 6/19*)形成转录抑制复合物,从而在转录水平上抑制CCA1和LHY的表达(Nakamichi et al., 2010; Wang et al., 2013)。

反之,CCA1/LHY也抑制PRR9/7的表达,从而形成早反馈环。晚反馈环包含MYB类转录因子LUX *AR-RHYTHMO* (又命名为*PHYTO-CLOCK1*)以及2个核蛋白ELF3 (*EARLY FLOWERING 3*)和ELF4组成的EC复合体(evening complex) (Nusinow et al., 2011)和TOC1。EC复合体与CCA1/LHY相互调节,间接促进CCA1/LHY的表达,反过来CCA1和LHY会直接结合在EC复合体启动子上抑制其转录(Adams et al., 2015)。早反馈环、中心反馈环和晚反馈环相互连锁

形成生物钟核心振荡器的抑制振荡子(repressilator)基本架构。

除上述生物钟核心振荡器基本构架模型以外,一些参与生物钟周期调控的新机制和新成员也陆续被发现和鉴定。近期研究表明,CCA1和LHY直接抑制晚间基因*PRR5*的表达,进而保持*PRR5*在早晨处于抑制状态;反之,在晚间*PRR5*会抑制CCA1和LHY表达,使二者在晚间处于转录抑制状态(Kamioka et al., 2016)。已有研究表明,光能够诱导CCA1表达。利用数学模型,人们发现TCP20 (TEOSINTE BRANCHED1-CYCLOIDEA-PCF20)和TCP22能够与LWD1/2 (LIGHT-REGULATED WD1/2)形成转录激活复合体,结合在CCA1启动子区域激活CCA1表达(Wu et al., 2016)。最近研究表明,受蓝光和温度调控的COR27/COR28 (COLD-REGULATED GENE 27/28)同样受生物钟调控,即其表达在晚间达到峰值,且二者功能缺失后生物钟周期延长。进一步研究表明,COR27和COR28通过抑制核心振荡器组分*PRR5*和*TOC1*的表达而调控植物生物节律,进而调控植物开花时间和冷胁迫响应(Li et al., 2016b)。另外,转录组数据分析显示,COR27和COR28参与调控晚间基因*TOC1*、*ELF4*以及冷胁迫响应相关基因的表达。进一步研究表明,CCA1结合在COR27和COR28的启动子上抑制二者表达。以上研究表明,COR27和COR28可能是生物钟组分的新成员(Wang et al., 2017)。

生物钟核心振荡器除了存在转录-翻译反馈环的相互促进和相互抑制调控之外,还存在复杂的转录后调控。例如,F-box类蛋白ZTL (ZEITLUPE)参与*PRR5*和*TOC1*蛋白的降解过程。*PRR5*可以通过PR结构域与*TOC1*蛋白互作,从而促进*TOC1*蛋白的磷酸化及其向细胞核内的迁移过程(Wang et al., 2010)。GI (GIGANTEA)可以作为分子伴侣蛋白与HSP90 (HEAT SHOCK PROTEIN 90)以及ZTL形成三元复合体,进而促进ZTL成为有活性的形式,发挥其转录后调控的功能(Cha et al., 2017)。除此之外,mRNA的成熟与加工过程也参与生物钟的周期调控,如功能保守的含SKIP (SNW/SKI-INTERACTING PROTEIN)结构域的SKIP蛋白,参与*PRR7*和*PRR9* mRNA的可变剪切和成熟。当*SKIP1*突变以后,植物表现出温度敏感而延长生物钟周期,并且影响生物钟系统对光信号的

敏感性,进而影响光信号输入(Wang et al., 2012)。另外,生物钟核心振荡器的关键组成因子也受到如磷酸化和糖基化等翻译后修饰以及转录水平的表观遗传修饰(Seo and Mas, 2014; Nolte and Staiger, 2015; Romanowski and Yanovsky, 2015),进而构成复杂的信号网络。目前,关于蛋白质翻译后修饰调控植物生物钟周期的分子机制研究较少,人们对于关键因子磷酸化和糖基化的生物学意义还不是非常清楚。

2 生物钟调控拟南芥生长发育与胁迫应答

生物钟通过感知和预测生存环境中光温等环境因子动态变化的时间信息调控植物生长发育的诸多过程。调控的下游过程统称为生物钟的信号输出,主要包括开花时间决定、下胚轴细胞的节律性伸长以及生物与非生物胁迫应答等(图1)。此外,有些生物钟输出信号也通过反馈调控生物钟的核心振荡器来参与生物钟的周期调控,从而构成复杂的信号互作网络,以协调生物体对外界环境变化的适应性。

2.1 开花时间调控

在光周期依赖途径的成花诱导过程中,日长的变化会诱导叶片中开花整合因子*FT* (FLOWERING LOCUS T)基因的表达,FT蛋白被运送到顶端分生组织诱导植物开花。生物钟对植物开花时间的调控主要体现在对*CO/B-BOX1* (CONSTANS)等光周期依赖途径关键基因的表达节律和时相调控上,这些基因感受特定日长的光周期信号并且在转录和转录后水平上受到生物钟系统多层级的调控与修饰(Song et al., 2015)。在拟南芥中,长日照促进开花,CO蛋白在长日照下更稳定,进而诱导*FT*基因表达;但在短日照条件下,*FT*基因的表达水平非常低,导致植物开花时间延迟(Kobayashi et al., 1999)。生物钟关键基因突变导致的生物钟功能紊乱会改变开花时间,说明生物钟在感知日长信息调控光周期途径开花启动方面发挥重要作用。生物钟核心振荡器重要组分还在转录后水平调节CO蛋白的稳定性,生物钟关键因子*PRR5/7/9*的突变导致植物极度晚花。最新研究表明,它们通过与CO蛋白直接在细胞核中互作,进而调控CO蛋白的稳定性而促进开花。由于*PRR*蛋白表达的时间特异性,它们能与CO蛋白在一天之中的特定时间内互作而增强

其稳定性, 并促进CO蛋白结合在*FT*启动子上, 从而诱导*FT*的表达, 促进植物开花(Hayama et al., 2017)。上述研究从分子水平部分解析了*prr5/7/9*突变体植物极度晚花的机制, 也为生物钟关键组分在蛋白质翻译后修饰水平调节开花时间提供了新证据。最近研究表明, 与CO蛋白家族一样含有保守B-box锌指基序, 但是不含有DNA结合结构域的BBX (B-BOX GENES)基因家族成员也可能是生物钟周期调控和开花时间调控的衔接者。例如, 研究表明BBX32 (B-BOX32)蛋白参与生物钟输出途径控制开花时间, 同时其过表达转基因株系在持续光照的条件下生物钟周期变长, 但其参与生物钟周期调控的机制还不清楚(Tripathi et al., 2017)。此外, BBX32与COL3 (CONSTANTS-LIKE 3)/BBX4相互作用抑制*FT*基因的表达而调控开花(Tripathi et al., 2017)。关于这类基因家族在介导开花时间与生物钟周期调控方面的研究有望成为新的研究热点, 可为更复杂层级的生物钟感知光周期途径调控开花时间的信号网络提供更多的实验证据。

2.2 下胚轴伸长的昼夜节律性调控

下胚轴的伸长对于植物种子的萌发及实现从异养到自养的转变至关重要, 该过程受到光、温度和激素等信号的多层级调控。其中, *PIF4* (PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR 4)和*PIF5*是拟南芥中介导下胚轴伸长的关键因子, 它们属于螺旋-环-螺旋(basic helix-loop-helix, bHLH)类转录因子亚家族。该亚家族包括*PIF1*、*PIF3*、*PIF4*和*PIF5*。*PIF1*和*PIF3*蛋白在一天之中维持相对较恒定的水平, 而*PIF4*和*PIF5*的表达则呈现明显的昼夜节律性。因此认为*PIF4*和*PIF5*转录水平的表达受到生物钟更为严密的调控(Soy et al., 2016)。早在2007年, 科学家发现外部的光信号和生物钟协调互作调控下胚轴细胞的昼夜节律性伸长。研究表明, 生物钟严格调控下胚轴伸长信号整合因子*PIF4*和*PIF5*基因的昼夜节律性表达, 而光信号则在蛋白水平对蛋白稳定性和丰度进行调控, 但关于*PIF4*和*PIF5*的昼夜节律性表达的控制因子却并不十分清楚(Nozue et al., 2007)。研究表明, 由*ELF3*、*ELF4*以及转录因子*LUX*组成的EC复合体通过*LUX*直接结合在*PIF4*和*PIF5*的启动子上, 抑制*PIF4*和*PIF5*的表达, 从而调节下胚轴细胞伸长的节律性。

而随着EC复合体的降解, *PIF4*蛋白不断积累, 使植物下胚轴的伸长速度在黎明时达到峰值(Nusinow et al., 2011)。还有研究表明, *ELF3*可以独立于EC复合体与*PIF4*通过蛋白-蛋白互作的方式调节植物生长(Nomoto et al., 2012; Nieto et al., 2015)。另外, Nakamichi等(2010, 2012)发现, *PRRs*基因家族中的*TOC1*、*PRR5*、*PRR7*及*PRR9*功能缺失后都会出现下胚轴伸长的表型。在短日照条件下, 下胚轴伸长速度也在黎明达到最大值。研究表明, *PIF3*和*TOC1*共同结合在一些黎明前表达的与发育相关基因的启动子上。*TOC1*能与*PIF3*和*PIF4*通过蛋白互作的方式抑制它们的转录激活活性, 从而抑制*PIFs*介导的下胚轴伸长(Soy et al., 2016; Zhu et al., 2016)。但是*PRR*基因家族是否会直接影响*PIF*基因家族的转录活性还有待深入研究。

3 生物钟调控生物胁迫和非生物胁迫应答

3.1 生物胁迫应答的昼夜节律性调控

早期通过转录组数据分析发现, 生物钟系统可能参与茉莉酸(jasmonate acid, JA)与水杨酸(salicylic acid, SA)的生物合成和信号转导途径(Covington et al., 2008), 而JA和SA被认为是调控植物响应生物胁迫的2类关键激素。*MYC2*是植物JA信号途径的下游关键因子, 当JA存在时, *JAZ* (jasmonate ZIM-domain)对*MYC2*的转录激活活性的阻遏效应被解除, *MYC2*可以激活JA信号下游效应基因的表达(Song et al., 2014)。*TIC* (TIME FOR COFFEE)是生物钟周期调控的关键因子, 它编码1个含有1 555个氨基酸但生化功能未知的蛋白, 其调控生物钟周期的分子机制目前还不清楚。有研究表明, *TIC*可以与*MYC2*通过蛋白互作的方式在细胞核中负调控*MYC2*的蛋白稳定性。因此, 在*tic*突变体中JA介导的免疫系统故障导致植物易感病(Shin et al., 2012)。此外, 人们也发现*MYC2*的表达在转录水平和蛋白水平都受到生物钟的调控(Shin et al., 2012), 其表达的峰值出现在傍晚时分, 但是转录水平上调*MYC2*基因昼夜节律性表达的生物钟关键组分还有待进一步验证。最新研究显示, 由*ELF4*-*ELF3*-*LUX*组成的生物钟EC复合体可以在转录水平上直接介导时间维度对*MYC2*的转录抑制, 进而精细调节茉莉酸下游的发育事件, 如叶片衰老等(Zhang

et al., 2018)。

水杨酸的生物合成和积累受到生物钟核心组分 *CHE* (*CCA1HIKING EXPEDITION*)的调控(Zheng et al., 2015)。SA介导的防御反应中磷酸转移酶PHT4;1 (*PHOSPHATE TRANSPORTER 4;1*)的表达也受到CCA1的直接调控(Wang et al., 2014)。介导植物对真菌免疫响应的*RPP4* (*RECOGNITION FOR PEROSPORA PARASITICA 4*)基因的启动子上存在EE (evening element)元件, 该元件可被CCA1蛋白识别并结合, 从而调控*RPP4*基因的转录活性。CCA1对*RPP4*基因的转录调控使植物即使在没有病菌感染的条件下, 在侵染性真菌的孢子开始释放的黎明时分开免疫反应, 增强植物对病原菌的免疫作用(Wang et al., 2011a)。因此, 当CCA1或者*LHY*超表达使生物钟节律紊乱或者*LUX*基因的功能缺失都会导致植物对病原菌更敏感(Bhardwaj et al., 2011; Zhang et al., 2013; Korneli et al., 2014)。虽然植物叶片表面的气孔在早晨会完全张开, 使病原菌容易入侵, 但植物会激活相关防御机制, 使其在早晨的抗病能力比夜晚更强(Zhang et al., 2013; Korneli et al., 2014)。TIC也会通过生物钟系统调控气孔开度, 进而调控植物对病原菌的敏感性(Korneli et al., 2014)。由此可见, 生物钟调节植物对生物胁迫应答存在多个节点的复杂调控, 而全面揭示这一复杂网络仍需开展更系统的研究。

3.2 生物钟调控非生物胁迫

生物钟广泛调节植物对非生物胁迫的耐受性, 是协调植物生长发育与胁迫响应的重要调节者和平衡者。在冷胁迫信号应答中, 植物通过*CBF/DREB1* (*CREPEAT BINDING FACTOR/DEHYDRATION-RESPONSIVE-ELEMENT-BINDING*)来激活*COR*基因的表达, 进而调控植物对冷胁迫的响应, 且*CBF*基因家族成员自身的表达也呈现明显的昼夜节律性(Liu et al., 1998; Fowler et al., 2005)。许多生物钟基因的突变体均表现出对冷胁迫适应性改变的表型, 如生物钟核心组分*PRR5/7/9*突变后, 可以间接增强*CBF*的表达水平使其表达丧失昼夜节律性, 从而导致植物具有更强的耐冷性(Nakamichi et al., 2009)。*PRR*基因家族的另一个成员*TOC1*的突变也会使*CBF3*表达水平上调, 增强植物对冷胁迫的耐受性(Keily et al., 2013), 说明*PRR*基因家族在植物冷胁迫的适应方面

可能发挥重要作用。在农作物水稻(*Oryza sativa*)、小麦(*Triticum aestivum*)和大麦(*Hordeum vulgare*)中, *CBF*也参与调控对冷和干旱的响应, 进而影响农作物生长(Chew and Halliday, 2011)。以上结果进一步说明, 生物钟系统通过调节*CBF*基因家族表达的昼夜节律性来协调植物对非生物胁迫响应和自身发育所需能量分配。另一方面, 冷胁迫也可以反馈调节生物钟系统, 如*CBF1*结合在*LUX*的启动子上调控其表达(Chow et al., 2014); 低温可诱导CCA1及其它生物钟基因的可变剪切并形成不同的转录本, 从而影响生物钟的功能(Grundy et al., 2015)。核心振荡器组分还受到高温的调控, 高温主要影响生物钟组分基因的可变剪切或通过调控热激响应因子HsfB2b (*HEAT SHOCK FACTOR B2B*)和*FBH1* (*FLOWERING BASIC HELIX-LOOP-HELIX 1*)分别结合在*PRR7*及*CCA1*的启动子上来调控其表达水平(Kolmos et al., 2014; Nagel et al., 2014)。在植物干旱和盐胁迫应答方面, 生物钟系统也发挥着重要功能。研究表明, 许多与盐、脱水、渗透压调控和响应相关基因的表达均受生物钟调控(Kreps et al., 2002; Covington et al., 2008)。在拟南芥中, 参与调控盐胁迫的基因如*SOS1* (*SALT OVERLY SENSITIVE 1*)等的表达呈现出较强的昼夜节律性(<http://diurnal.mocklerlab.org/>), 表明生物钟可能调控植物对盐胁迫的适应。另外, 生物钟组分*GI*参与调控植物在高盐环境下的 Na^+/H^+ 质子泵通道的打开, 进而将 Na^+ 排出体外, 减少 Na^+ 对植物的毒害(Kim et al., 2013)。也有研究表明, *PRR7*可能参与调控植物响应盐胁迫(Liu et al., 2013)。但是关于生物钟系统如何调控植物对盐胁迫的响应及其相关分子机制仍需更系统地挖掘和研究, 并将有望为作物耐盐育种提供理论依据和相关遗传资源。

4 农作物生物钟基因挖掘及功能

除了在模式植物拟南芥中发现生物钟调控生长发育过程以及应对外界环境变化和胁迫应答方面具有不可忽视的作用外, 近年来, 农作物的生物钟研究逐步展开。水稻是主要粮食作物, 生物钟如何调控水稻的生长发育(尤其是抽穗期)和非生物胁迫应答已越来越受到科学家的关注。抽穗期是水稻的重要农艺性状之一, 抽穗期的长短(从萌发到始穗)直接决定水稻品种

生育期的长短, 而适宜的生育期在维持水稻高产稳产中扮演着极为关键的角色, 也在一定程度上反映水稻对种植区域和季节的适应性。研究表明, 生物钟在调控水稻抽穗期方面具有重要作用。图位克隆分析表明, *OsELF3* (与拟南芥生物钟核心组分同源的*ELF3*)的核苷酸变异导致*Nipponbare*和*Koshihikari*品种间抽穗期的差异(Matsubara et al., 2012)。进一步研究表明, 水稻中存在2个与拟南芥*ELF3*同源的基因*Os-ELF3.1* (LOC_Os06g05060)和*OsELF3.2* (LOC_Os-01g38530) (Zhao et al., 2012)。在长日照条件下, *OsELF3.1*是水稻抽穗期正调节因子, 作用于*OsGI* (*Os-GIGANTEA*)和*Ghd7* (*Grain number, Plant height and heading date 7*)的上游, 负调控它们的表达, 因此*oself3.1*突变体表现出晚抽穗的表型; 但是*OsELF3.2*的突变并不影响水稻抽穗期。*OsELF3.1*突变后影响生物钟其它组分*OsLHY*、*OsPRR1*、*OsPRR37*和*OsPRR73*的表达, 表明*OsELF3.1*在维持生物钟周期和调控抽穗期方面具有重要作用(Yang et al., 2013) (图2)。有趣的是, 在植物叶片衰老方面, 拟南芥*ELF3*通过抑制*PIF4*和*PIF5*的表达负调控叶片衰老(Sakuraba et al., 2014); 但是水稻*OsELF3.1*的功能恰恰相反, 它是水稻叶片衰老的正调节因子, 主要调控*NAC* (*N-ACETYL CYSTEINE*)和*WRKY*基因家族成员的表达(Sakuraba et al., 2016)。在拟南芥中超表达*OsELF3.1*则会表现出与*ELF3*超表达相同的表型, 即延缓叶片衰老、晚花和短周期, 表明*ELF3*在水稻和拟南芥中功能保守, 可能由于在不同物种中参与调控的下游靶基因完全不同, 导致其在不同植物中的功能差异(Atamian and Harmer, 2016)。水稻同源基因*OsELF3.2*则与E3连接酶*APIP6* (*AVRPIZT INTERACT PROTEIN 6*)互作, 负调控水稻对稻瘟病的免疫(Ning et al., 2015)。在春大麦中*ELF3*通过抑制*FT1*的表达和产生有活性的GAs (gibberellic acid)来调控其对光周期的敏感性, 控制春大麦由营养生长阶段向生殖生长阶段的转变(Boden et al., 2014)。近期研究表明, 大麦中*ELF3*通过生物钟系统介导植物对温度信号的响应。受高温刺激后, *CCA1*和*PRR73*的表达水平明显降低, 而*GI*和*PRR59*的表达水平明显升高, 但是这种变化在*elf3*突变体中消失, 表明*GI*和*PRR*对温度响应依赖于*ELF3*的功能(Ford et al., 2016), 但*ELF3*调控大麦对温度响应的分子机制还不

清楚。在另一重要作物大豆(*Glycine max*)中, *ELF3*基因突变导致其成熟时间延长, 即“长青春期”, 这能够提高大豆产量, 增强大豆在低纬度地区的区域适应性(Lu et al., 2017; Yue et al., 2017)。进一步研究表明, *GmELF3*结合在*E1*启动子上抑制其表达, 进而使下游*FT2a*和*FT5a*的表达水平降低而延长大豆青春期(Lu et al., 2017)。*ELF3*基因在长日照植物拟南芥中抑制开花, 而在短日照植物(如水稻和大豆)中促进开花, 这一有趣的现象是否与生物钟对日长的感知机制有关以及它们差异化调控的分子机制还有待进一步研究。

生物钟核心组分*PRR*基因家族在作物中也发挥重要功能。研究表明水稻*OsPRR37*可能参与调控*Hd3a*基因的表达, 从而调控水稻对光周期的敏感性(Koo et al., 2013), 但对于其调控的精确的分子机制尚不清楚。通过近等基因系定位到的*DTH7* (*Days To Heading 7*), 其表达受生物钟调控, 呈现出昼夜节律, 在短日照和长日照条件下, *DTH7*表达量均在ZT8达到最高峰。进一步实验证明, *DTH7*位点即是*OsPRR-37*基因的变异, 参与调控水稻开花时间和区域的适应性(Gao et al., 2014)。最新利用大数据的研究进一步证明*OsPRR37*和*Ghd7*是影响水稻开花时间、株高和每穗小穗数量等的主要数量性状位点(Liu et al., 2015)。*GI*是另一个在作物中发现的也具有保守功能的生物钟关键组分。Izawa等(2011)利用水稻*osgi*突变体在自然生长条件下, 连续多时间点取叶片进行转录组分析, 发现在检测到的27 201个基因中约75%的基因受到*OsGI*调控, 并且*OsGI*对于维持这些基因的生物节律是必需的。研究表明, *OsGI*在维持水稻生物钟功能中具有重要作用, 但是其具体作用机制仍然未知。最近研究表明, 在短日照条件下, *OsPhyA*突变后导致水稻抽穗期延迟, 主要是由于突变体中*OsGI*表达水平降低, 进而影响下游3个开花促进因子*Hd1* (*Heading Date 1*)、*OsMADS51*和*Osld1* (*Oryza sativa Indeterminate 1*)表达水平下调(Lee et al., 2016)。在大豆中, *GI*的同源基因有3个, 分别为*GmGI1*、*GmGI2*和*GmGI3*, 其中*GmGI2*的表达受光周期和生物钟调控, 可能参与调控大豆开花时间(Li et al., 2013), 但是其作用机制尚不明确。水稻生物钟系统除了参与调控抽穗期之外, 还有可能参与对非生物胁迫的响应。前期的研究表明, 水稻*es1-1* (*early sense-*

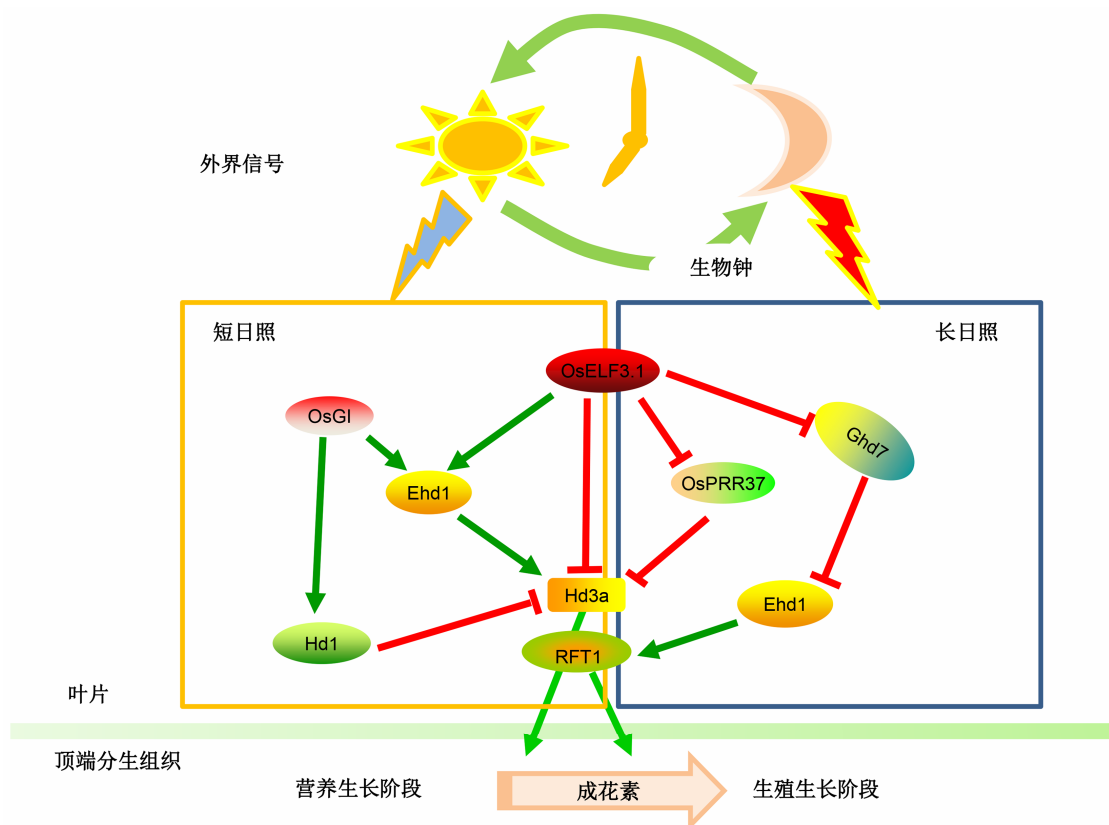


图2 生物钟调控水稻抽穗期模式

水稻中 *OsELF3.1* 维持生物钟周期并参与调控水稻抽穗期。在长日照条件下, *OsELF3.1* 是开花负调节因子, 作用于 *OsPRR37* 和 *Ghd7* 的上游, 通过抑制 *Hd3a* 和 *Ehd1* 调控开花; 在短日照条件下, *OsELF3.1* 是开花正调节因子, 通过感受蓝光信号激活 *Ehd1* 的表达进而促进开花。 *OsPRR37* 和 *OsGI* 也参与维持生物钟周期, 具体调控对光周期的敏感性, 控制水稻抽穗期。

Figure 2 The proposed model for circadian clock regulating heading date in rice

In rice, *OsELF3.1* is a key factor to maintain circadian rhythm and regulate heading date. In the long day condition, *OsELF3.1* acts as a negative factor by repressing *Hd3a* and *Ehd1* to regulate heading date, genetically works at the upstream of *OsPRR37* and *Ghd7*, while in short day condition, *OsELF3.1* can work as a positive regulator by sensing the blue light signaling to promote *Ehd1* expression. *OsPRR37* and *OsGI* are other essential components of rice circadian clock to regulate heading date in rice through photoperiod dependent pathway.

cence 1) 突变体在正常和冷处理条件下其生物钟关键组分 *OsGI*、*OsLHY*、*OsPRR1*、*OsPRR37*、*OsPRR73* 和 *OsPRR95* 的表达模式与表达水平均有不同程度的改变, 表明水稻生物钟系统可能参与植物对冷胁迫的响应(徐江民等, 2016), 但是具体的分子机制仍需进一步研究。

目前, 人们对玉米(*Zea mays*)的生物钟系统知之甚少。Wang等(2011b)发现, *ZmCCA1* 的表达呈现节律性, 在早晨达到峰值, 将其超表达转化拟南芥后也表现出长下胚轴和晚花的表型, 表明 *ZmCCA1* 可

能是玉米生物钟系统的核心组分。 *ZmCCA1a* 和 *ZmCCA1b* 还参与调控玉米的杂种优势, 能够较早激活体内早晨相关基因的表达, 促进其光合作用, 提高产量(Ko et al., 2016)。目前, 农作物关于生物钟组分功能的研究大多集中在开花时间调控方面, 对于其调控其它生长发育过程的研究则相对较少。近期研究表明, *OsGI* 参与调控水稻对于干旱和盐胁迫的响应。RNA-seq 数据分析表明, *OsSalT* 和一些干旱相关基因在 *osgi* 突变体中上调表达, 使水稻对于盐和干旱具有较强的耐受性(Li et al., 2016a)。以上结果表明, 生

物钟基因在农作物中的功能具有多样性和保守性, 然而生物钟组分在调控水稻、玉米及大豆等生长发育和胁迫应答过程中的作用机制仍需进一步研究。解析农作物中生物钟系统如何调控生物和非生物胁迫应答以及生长发育过程, 将有望为作物分子育种和提高农作物产量提供时间生物学的理论依据及优质遗传资源。

5 研究展望

2017年诺贝尔生理学或医学奖授予Jeffrey C. Hall、Michael Rosbash以及Michael W. Young, 以表彰他们用模式动物果蝇(*Drosophila melanogaster*)解析了生物钟的内在运作机制。近20年, 科学家借助模式植物拟南芥, 在生物钟介导植物生长发育和胁迫应答的信号转导机制研究方面取得了一系列进展, 极大地推进了该领域的发展, 同时也引发了一系列全新的思考。例如: (1) 生物钟系统如何参与植物对温度信号的响应; (2) 生物钟转录-翻译反馈环中各组分基因在转录水平和转录后水平上存在相互调节作用, 然而, 目前已发现的修饰调节作用仍然十分有限, 在生物钟周期调控方面是否存在表观修饰的动态调节以及蛋白质翻译后调节的新类型, 它们如何参与生物钟的周期调控; (3) 拟南芥中约1/3的基因表达具有昼夜节律性, 生物钟如何动态地调节这些基因的表达以协调植物的生长发育和胁迫响应; (4) 生物钟周期会随着植物的年龄而动态改变, 它是否与生物体的衰老调节有关系; (5) 在农作物中生物钟系统核心振荡器是否具有保守性, 如何实现发育过程调控的物种特异性等。诸多的未解之谜吸引着更多的学者和农业育种学家去破解, 而对植物生物钟系统全面深入的认识毫无疑问会促进农业分子育种进程, 并可能将生物钟的理论运用于农业生产实践, 为农业的优质稳产发展提供时间生物学方面的借鉴与保障。

参考文献

徐江民, 姜洪真, 林晗, 黄苗苗, 符巧丽, 曾大力, 饶玉春 (2016). 水稻*ES1*参与生物钟基因表达调控以及逆境胁迫响应. 植物学报 **51**, 743–756.

Adams S, Manfield I, Stockley P, Carré IA (2015). Revised morning loops of the Arabidopsis circadian clock based on

analyses of direct regulatory interactions. *PLoS One* **10**, e0143943.

Alabadí D, Oyama T, Yanovsky MJ, Harmon FG, Más P, Kay SA (2001). Reciprocal regulation between *TOC1* and *LHY/CCA1* within the Arabidopsis circadian clock. *Science* **293**, 880–883.

Atamian HS, Harmer SL (2016). Circadian regulation of hormone signaling and plant physiology. *Plant Mol Biol* **91**, 691–702.

Bhardwaj V, Meier S, Petersen LN, Ingle RA, Roden LC (2011). Defence responses of *Arabidopsis thaliana* to infection by *Pseudomonas syringae* are regulated by the circadian clock. *PLoS One* **6**, e26968.

Boden SA, Weiss D, Ross JJ, Davies NW, Trevaskis B, Chandler PM, Swain SM (2014). *EARLY FLOWERING 3* regulates flowering in spring barley by mediating gibberellin production and *FLOWERING LOCUS T* expression. *Plant Cell* **26**, 1557–1569.

Cha JY, Kim J, Kim TS, Zeng QN, Wang L, Lee SY, Kim WY, Somers DE (2017). GIGANTEA is a co-chaperone which facilitates maturation of ZEITLUPE in the Arabidopsis circadian clock. *Nat Commun* **8**, 3.

Chew YH, Halliday KJ (2011). A stress-free walk from Arabidopsis to crops. *Curr Opin Biotechnol* **22**, 281–286.

Chow BY, Sanchez SE, Breton G, Pruneda-Paz JL, Krogan NT, Kay SA (2014). Transcriptional regulation of *LUX* by CBF1 mediates cold input to the circadian clock in Arabidopsis. *Curr Biol* **24**, 1518–1524.

Covington MF, Maloof JN, Straume M, Kay SA, Harmer SL (2008). Global transcriptome analysis reveals circadian regulation of key pathways in plant growth and development. *Genome Biol* **9**, R130.

Ford B, Deng WW, Clausen J, Oliver S, Boden S, Hemming M, Trevaskis B (2016). Barley (*Hordeum vulgare*) circadian clock genes can respond rapidly to temperature in an *EARLY FLOWERING 3*-dependent manner. *J Exp Bot* **67**, 5517–5528.

Fowler SG, Cook D, Thomashow MF (2005). Low temperature induction of Arabidopsis *CBF1*, 2, and 3 is gated by the circadian clock. *Plant Physiol* **137**, 961–968.

Gao H, Jin MN, Zheng XM, Chen J, Yuan DY, Xin YY, Wang MQ, Huang DY, Zhang Z, Zhou KN, Sheng PK, Ma J, Ma WW, Deng HF, Jiang L, Liu SJ, Wang HY, Wu CY, Yuan LP, Wan JM (2014). *Days to heading 7*, a major quantitative locus determining photoperiod sensitivity and regional adaptation in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 16337–16342.

- Gendron JM, Pruneda-Paz JL, Doherty CJ, Gross AM, Kang SE, Kay SA** (2012). Arabidopsis circadian clock protein, TOC1, is a DNA-binding transcription factor. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, 3167–3172.
- Greenham K, McClung CR** (2015). Integrating circadian dynamics with physiological processes in plants. *Nat Rev Genet* **16**, 598–610.
- Grundy J, Stoker C, Carré IA** (2015). Circadian regulation of abiotic stress tolerance in plants. *Front Plant Sci* **6**, 648.
- Harmer SL** (2009). The circadian system in higher plants. *Annu Rev Plant Biol* **60**, 357–377.
- Hayama R, Sarid-Krebs L, Richter R, Fernández V, Jang S, Coupland G** (2017). PSEUDO RESPONSE REGULATORS stabilize CONSTANS protein to promote flowering in response to day length. *EMBO J* **36**, 904–918.
- Huang W, Pérez-García P, Pokhilko A, Millar AJ, Antoshechkin I, Riechmann JL, Mas P** (2012). Mapping the core of the Arabidopsis circadian clock defines the network structure of the oscillator. *Science* **336**, 75–79.
- Izawa T, Mihara M, Suzuki Y, Gupta M, Itoh H, Nagano AJ, Motoyama R, Sawada Y, Yano M, Hirai MY, Makino A, Nagamura Y** (2011). *Os-GIGANTEA* confers robust diurnal rhythms on the global transcriptome of rice in the field. *Plant Cell* **23**, 1741–1755.
- Kamioka M, Takao S, Suzuki T, Taki K, Higashiyama T, Kinoshita T, Nakamichi N** (2016). Direct repression of evening genes by *CIRCADIAN CLOCK-ASSOCIATED1* in the Arabidopsis circadian clock. *Plant Cell* **28**, 696–711.
- Keily J, MacGregor DR, Smith RW, Millar AJ, Halliday KJ, Penfield S** (2013). Model selection reveals control of cold signaling by evening-phased components of the plant circadian clock. *Plant J* **76**, 247–257.
- Kim WY, Ali Z, Park HJ, Park SJ, Cha JY, Perez-Hormaeche J, Quintero FJ, Shin G, Kim MR, Qiang Z, Ning L, Park HC, Lee SY, Bressan RA, Pardo JM, Bohnert HJ, Yun DJ** (2013). Release of SOS2 kinase from sequestration with GIGANTEA determines salt tolerance in Arabidopsis. *Nat Commun* **4**, 1352.
- Ko DK, Rohozinski D, Song QX, Taylor SH, Juenger TE, Harmon FG, Chen ZJ** (2016). Temporal shift of circadian-mediated gene expression and carbon fixation contributes to biomass heterosis in maize hybrids. *PLoS Genet* **12**, e1006197.
- Kobayashi Y, Kaya H, Goto K, Iwabuchi M, Araki T** (1999). A pair of related genes with antagonistic roles in mediating flowering signals. *Science* **286**, 1960–1962.
- Kolmos E, Chow BY, Pruneda-Paz JL, Kay SA** (2014). HsfB2b-mediated repression of *PRR7* directs abiotic stress responses of the circadian clock. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 16172–16177.
- Koo BH, Yoo SC, Park JW, Kwon CT, Lee BD, An G, Zhang ZY, Li JJ, Li ZC, Paek NC** (2013). Natural variation in *OsPRR37* regulates heading date and contributes to rice cultivation at a wide range of latitudes. *Mol Plant* **6**, 1877–1888.
- Korneli C, Danisman S, Staiger D** (2014). Differential control of pre-invasive and post-invasive antibacterial defense by the Arabidopsis circadian clock. *Plant Cell Physiol* **55**, 1613–1622.
- Kreps JA, Wu YJ, Chang HS, Zhu T, Wang X, Harper JF** (2002). Transcriptome changes for Arabidopsis in response to salt, osmotic, and cold stress. *Plant Physiol* **130**, 2129–2141.
- Lee YS, Yi J, An G** (2016). *OsPhyA* modulates rice flowering time mainly through *OsGI* under short days and *Ghd7* under long days in the absence of phytochrome B. *Plant Mol Biol* **91**, 413–427.
- Li F, Zhang XM, Hu RB, Wu FQ, Ma JH, Meng Y, Fu YF** (2013). Identification and molecular characterization of *FKF1* and *GI* homologous genes in soybean. *PLoS One* **8**, e79036.
- Li S, Yue WH, Wang M, Qiu WM, Zhou L, Shou HX** (2016a). Mutation of *OsGIGANTEA* leads to enhanced tolerance to polyethylene glycol-generated osmotic stress in rice. *Front Plant Sci* **7**, 465.
- Li X, Ma DB, Lu SX, Hu XY, Huang RF, Liang T, Xu TD, Tobin EM, Liu HT** (2016b). Blue light- and low temperature-regulated *COR27* and *COR28* play roles in the Arabidopsis circadian clock. *Plant Cell* **28**, 2755–2769.
- Liu C, Song GY, Zhou YH, Qu XF, Guo ZB, Liu ZW, Jiang DM, Yang DC** (2015). *OsPRR37* and *Ghd7* are the major genes for general combining ability of DTH, PH and SPP in rice. *Sci Rep* **5**, 12803.
- Liu Q, Kasuga M, Sakuma Y, Abe H, Miura S, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K** (1998). Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low-temperature-responsive gene expression, respectively, in Arabidopsis. *Plant Cell* **10**, 1391–1406.
- Liu T, Carlsson J, Takeuchi T, Newton L, Farré EM** (2013). Direct regulation of abiotic responses by the Arabidopsis circadian clock component *PRR7*. *Plant J* **76**, 101–114.
- Lu SJ, Zhao XH, Hu YL, Liu SL, Nan HY, Li XM, Fang C,**

- Cao D, Shi XY, Kong LP, Su T, Zhang FG, Li SC, Wang Z, Yuan XH, Cober ER, Weller JL, Liu BH, Hou XL, Tian ZX, Kong FJ (2017). Natural variation at the soybean *J* locus improves adaptation to the tropics and enhances yield. *Nat Genet* **49**, 773–779.
- Matsubara K, Ogiso-Tanaka E, Hori K, Ebana K, Ando T, Yano M (2012). Natural variation in *Hd17*, a homolog of Arabidopsis *ELF3* that is involved in rice photoperiodic flowering. *Plant Cell Physiol* **53**, 709–716.
- Millar AJ, Carre IA, Strayer CA, Chua NH, Kay SA (1995). Circadian clock mutants in Arabidopsis identified by luciferase imaging. *Science* **267**, 1161–1163.
- Nagel DH, Pruneda-Paz JL, Kay SA (2014). FBH1 affects warm temperature responses in the Arabidopsis circadian clock. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 14595–14600.
- Nakamichi N, Kiba T, Henriques R, Mizuno T, Chua NH, Sakakibara H (2010). PSEUDO-RESPONSE REGULATORS 9, 7, and 5 are transcriptional repressors in the Arabidopsis circadian clock. *Plant Cell* **22**, 594–605.
- Nakamichi N, Kiba T, Kamioka M, Suzuki T, Yamashino T, Higashiyama T, Sakakibara H, Mizuno T (2012). Transcriptional repressor PRR5 directly regulates clock-output pathways. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, 17123–17128.
- Nakamichi N, Kusano M, Fukushima A, Kita M, Ito S, Yamashino T, Saito K, Sakakibara H, Mizuno T (2009). Transcript profiling of an Arabidopsis *PSEUDO RESPONSE REGULATOR* arrhythmic triple mutant reveals a role for the circadian clock in cold stress response. *Plant Cell Physiol* **50**, 447–462.
- Nieto C, López-Salmerón V, Davière JM, Prat S (2015). ELF3-PIF4 interaction regulates plant growth independently of the evening complex. *Curr Biol* **25**, 187–193.
- Ning YS, Shi XT, Wan RY, Fan JB, Park CH, Zhang CY, Zhang T, Ouyang XH, Li SG, Wang GL (2015). OsELF3-2, an ortholog of Arabidopsis ELF3, interacts with the E3 ligase APIP6 and negatively regulates immunity against *Magnaporthe oryzae* in rice. *Mol Plant* **8**, 1679–1682.
- Nohales MA, Kay SA (2016). Molecular mechanisms at the core of the plant circadian oscillator. *Nat Struct Mol Biol* **23**, 1061–1069.
- Nolte C, Staiger D (2015). RNA around the clock-regulation at the RNA level in biological timing. *Front Plant Sci* **6**, 311.
- Nomoto Y, Kubozono S, Yamashino T, Nakamichi N, Mizuno T (2012). Circadian clock- and PIF4-controlled plant growth: a coincidence mechanism directly integrates a hormone signaling network into the photoperiodic control of plant architectures in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol* **53**, 1950–1964.
- Nozue K, Covington MF, Duek PD, Lorrain S, Fankhauser C, Harmer SL, Maloof JN (2007). Rhythmic growth explained by coincidence between internal and external cues. *Nature* **448**, 358–361.
- Nusinow DA, Helfer A, Hamilton EE, King JJ, Imaizumi T, Schultz TF, Farré EM, Kay SA (2011). The ELF4-ELF3-LUX complex links the circadian clock to diurnal control of hypocotyl growth. *Nature* **475**, 398–402.
- Romanowski A, Yanovsky MJ (2015). Circadian rhythms and post-transcriptional regulation in higher plants. *Front Plant Sci* **6**, 437.
- Sakuraba Y, Han SH, Yang HJ, Piao WL, Paek NC (2016). Mutation of *Rice Early Flowering 3.1* (*OsELF3.1*) delays leaf senescence in rice. *Plant Mol Biol* **92**, 223–234.
- Sakuraba Y, Jeong J, Kang MY, Kim J, Paek NC, Choi G (2014). Phytochrome-interacting transcription factors PIF4 and PIF5 induce leaf senescence in Arabidopsis. *Nat Commun* **5**, 4636.
- Seo PJ, Mas P (2014). Multiple layers of posttranslational regulation refine circadian clock activity in Arabidopsis. *Plant Cell* **26**, 79–87.
- Shin J, Heidrich K, Sanchez-Villarreal A, Parker JE, Davis SJ (2012). TIME FOR COFFEE represses accumulation of the MYC2 transcription factor to provide time-of-day regulation of jasmonate signaling in Arabidopsis. *Plant Cell* **24**, 2470–2482.
- Song SS, Huang H, Gao H, Wang JJ, Wu DW, Liu XL, Yang SH, Zhai QZ, Li CY, Qi TC, Xie DX (2014). Interaction between MYC2 and ETHYLENE INSENSITIVE3 modulates antagonism between jasmonate and ethylene signaling in Arabidopsis. *Plant Cell* **26**, 263–279.
- Song YH, Shim JS, Kinmonth-Schultz HA, Imaizumi T (2015). Photoperiodic flowering: time measurement mechanisms in leaves. *Annu Rev Plant Biol* **66**, 441–464.
- Soy J, Leivar P, González-Schain N, Martín G, Diaz C, Sentandreu M, Al-Sady B, Quail PH, Monte E (2016). Molecular convergence of clock and photosensory pathways through PIF3-TOC1 interaction and co-occupancy of target promoters. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 4870–4875.
- Tripathi P, Carvallo M, Hamilton EE, Preuss S, Kay SA (2017). Arabidopsis B-BOX32 interacts with CONSTANS-LIKE3 to regulate flowering. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, 172–177.
- Wang GY, Zhang C, Battle S, Lu H (2014). The phosphate transporter PHT4;1 is a salicylic acid regulator likely con-

- trolled by the circadian clock protein CCA1. *Front Plant Sci* **5**, 701.
- Wang L, Fujiwara S, Somers DE** (2010). PRR5 regulates phosphorylation, nuclear import and subnuclear localization of TOC1 in the Arabidopsis circadian clock. *EMBO J* **29**, 1903–1915.
- Wang L, Kim J, Somers DE** (2013). Transcriptional corepressor TOPLESS complexes with pseudoresponse regulator proteins and histone deacetylases to regulate circadian transcription. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 761–766.
- Wang P, Cui X, Zhao CS, Shi LY, Zhang GW, Sun FL, Cao XF, Yuan L, Xie QG, Xu XD** (2017). *COR27* and *COR28* encode nighttime repressors integrating Arabidopsis circadian clock and cold response. *J Integr Plant Biol* **59**, 78–85.
- Wang W, Barnaby JY, Tada Y, Li Hr, Tör M, Caldelari D, Lee DU, Fu XD, Dong XN** (2011a). Timing of plant immune responses by a central circadian regulator. *Nature* **470**, 110–114.
- Wang XT, Wu LJ, Zhang SF, Wu LC, Ku LX, Wei XM, Xie LL, Chen YH** (2011b). Robust expression and association of *ZmCCA1* with circadian rhythms in maize. *Plant Cell Rep* **30**, 1261–1272.
- Wang XX, Wu FM, Xie QG, Wang HM, Wang Y, Yue YL, Gahura O, Ma SS, Liu L, Cao Y, Jiao YL, Puta F, McClung CR, Xu XD, Ma LG** (2012). SKIP is a component of the spliceosome linking alternative splicing and the circadian clock in Arabidopsis. *Plant Cell* **24**, 3278–3295.
- Wang ZY, Tobin EM** (1998). Constitutive expression of the *CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1 (CCA1)* gene disrupts circadian rhythms and suppresses its own expression. *Cell* **93**, 1207–1217.
- Wu JF, Tsai HL, Joanito I, Wu YC, Chang CW, Li YH, Wang Y, Hong JC, Chu JW, Hsu CP, Wu SH** (2016). LWD-TCP complex activates the morning gene *CCA1* in Arabidopsis. *Nat Commun* **7**, 13181.
- Yang Y, Peng Q, Chen GX, Li XH, Wu CY** (2013). OsELF3 is involved in circadian clock regulation for promoting flowering under long-day conditions in rice. *Mol Plant* **6**, 202–215.
- Yue YL, Liu NX, Jiang BJ, Li M, Wang HJ, Jiang Z, Pan HT, Xia QJ, Ma QB, Han TF, Nian H** (2017). A single nucleotide deletion in *J* encoding GmELF3 confers long juvenility and is associated with adaptation of tropic soybean. *Mol Plant* **10**, 656–658.
- Zhang C, Xie QG, Anderson RG, Ng G, Seitz NC, Peterson T, McClung CR, McDowell JM, Kong DD, Kwak JM, Lu H** (2013). Crosstalk between the circadian clock and innate immunity in Arabidopsis. *PLoS Pathog* **9**, e1003370.
- Zhang YY, Wang Y, Wei H, Li N, Tian WW, Chong K, Wang L** (2018). Circadian evening complex represses jasmonate-induced leaf senescence in Arabidopsis. *Mol Plant* **11**, 326–337.
- Zhao JM, Huang X, Ouyang XH, Chen WL, Du AP, Zhu L, Wang SG, Deng XW, Li SG** (2012). *OsELF3-1*, an ortholog of Arabidopsis *EARLY FLOWERING 3*, regulates rice circadian rhythm and photoperiodic flowering. *PLoS One* **7**, e43705.
- Zheng XY, Zhou M, Yoo H, Pruneda-Paz JL, Spivey NW, Kay SA, Dong XN** (2015). Spatial and temporal regulation of biosynthesis of the plant immune signal salicylic acid. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 9166–9173.
- Zhu JY, Oh E, Wang TN, Wang ZY** (2016). TOC1-PIF4 interaction mediates the circadian gating of thermoresponsive growth in Arabidopsis. *Nat Commun* **7**, 13692.

Deciphering the Underlying Mechanism of the Plant Circadian System and Its Regulation on Plant Growth and Development

Hua Wei^{1,2}, Yan Wang^{1,2}, Baohui Liu³, Lei Wang^{1,2*}

¹Key Laboratory of Plant Molecular Physiology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

³School of Life Sciences, Guangzhou University, Guangzhou 510006, China

Abstract The plant circadian system mostly includes input pathways, a core oscillator and output pathways to sense and anticipate the timing cues of the environment to optimize plant growth and fitness. As the cellular core coordinating system, the plant circadian system can sense the daily recurring light and temperature dynamics to coordinate the metabolism and multiple physiology processes, providing an adaptive advantage for plant growth and development. The core circadian oscillator regulates multiple complex downstream networks at various levels. Here, we summarize recent major research progress in deciphering the underlying mechanisms of the core oscillator and its regulatory networks. We also highlight a few fundamental questions needing to be resolved.

Key words circadian system, environmental adaption, growth and development, circadian rhythm, stresses response

Wei H, Wang Y, Liu BH, Wang L (2018). Deciphering the underlying mechanism of the plant circadian system and its regulation on plant growth and development. *Chin Bull Bot* **53**, 456–467.

* Author for correspondence. E-mail: wanglei@ibcas.ac.cn

(责任编辑: 白羽红)